

学校编码: 10384

密级

学号: 21620071151876

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

洋葱花药发育过程中钙离子的动态分布

**Distribution of Calcium in Developing Anthers  
of *Allium cepa* L.**

陈 肖

指导教师姓名: 田惠桥 教授

专 业 名 称: 发育生物学

论文提交日期: 2010 年 4 月

论文答辩日期: 2010 年 6 月

2010 年 6 月

## 厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为( )课题(组)的研究成果,获得( )课题(组)经费或实验室的资助,在( )实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

## 厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

（        ） 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，  
于        年        月        日解密，解密后适用上述授权。

（        ） 2. 不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年        月        日

# 目 录

摘 要.....	1
Abstract.....	3
第一章 前言.....	6
1.1 被子植物花药的发育过程.....	6
1.1.1 小孢子的发育.....	6
1.1.2 花粉的发育.....	8
1.1.3 花粉壁的发育.....	9
1.1.4 花药壁的发育.....	10
1.2 植物有性生殖过程中的钙.....	13
1.2.1 钙和花粉萌发.....	13
1.2.2 钙和花粉管生长.....	14
1.2.3 钙在小孢子及花药发育中的作用.....	14
1.2.4 钙与精卵融合.....	15
1.3 洋葱的应用价值及生殖生物学研究进展.....	15
1.4 研究目的.....	16
第二章 实验材料和方法.....	17
2.1 实验材料和器材设备.....	17
2.1.1 实验材料.....	17
2.1.2 实验器材和设备.....	17
2.2 实验试剂及配制.....	17
2.2.1 磷酸缓冲液的配制.....	17
2.2.2 4%钼酸母液的配制.....	18
2.2.3 4%焦锑酸钾母液的配制.....	18
2.2.4 前固定液、洗涤液、后固定液的配制.....	18
2.2.5 不完全树脂及完全树脂的配制.....	19
2.2.6 甲苯胺蓝染液的配制.....	19
2.2.7 孚尔瓦膜（聚乙烯醇缩甲醛）的配制.....	19

2.2.8 醋酸双氧铀染色液的配制.....	19
2.2.9 冲版、印相与放大所需溶液的配制.....	20
<b>2.3 方法.....</b>	<b>21</b>
2.3.1 花药发育时期的确定.....	21
2.3.2 半薄切片的制备和甲苯胺蓝染色.....	21
2.3.2 焦锑酸盐沉淀法定位钙离子.....	22
<b>第三章 实验结果.....</b>	<b>23</b>
3.1 洋葱花药发育过程中的显微特征.....	23
3.2 洋葱花药发育过程中的钙离子分布特征.....	25
<b>第四章 讨论.....</b>	<b>31</b>
4.1 洋葱花药发育过程中的显微特征.....	31
4.2 洋葱花粉发育中的钙分布特征.....	31
4.3 洋葱花粉发育中的钙分布特征.....	34
<b>参 考 文 献.....</b>	<b>38</b>
<b>图版及说明.....</b>	<b>47</b>

## Table of Contents

<b>Abstract in Chinese.....</b>	<b>1</b>
<b>Abstract in English.....</b>	<b>3</b>
<b>Chapter 1 Introduction.....</b>	<b>6</b>
<b>1.1 The development of anther in angiosperms.....</b>	<b>6</b>
1.1.1 Development of microspore.....	6
1.1.2 Development of male gametophyte.....	8
1.1.3 Development of Pollen wall.....	9
1.1.4 Development of anther wall.....	10
<b>1.2 Calcium in sexual reproduction of angiosperms.....</b>	<b>13</b>
1.2.1 Calcium and pollen germination.....	13
1.2.2 Calcium and development of pollen tube.....	14
1.2.3 Effects of calcium in development of microspore and anther.....	14
1.2.4 Calcium and sperm-egg fusion.....	15
<b>1.3 Application value and research progress of <i>Allium cepa</i> L.....</b>	<b>15</b>
<b>1.4 Purpose of this research.....</b>	<b>16</b>
<b>Chapter 2 Material and methods.....</b>	<b>17</b>
<b>2.1 Material, apparatus and equipments.....</b>	<b>17</b>
2.1.1 Material.....	17
2.1.2 Apparatus and equipments.....	17
<b>2.2 Reagents and preparation.....</b>	<b>17</b>
2.2.1 PBS preparation.....	17
2.2.2 4% osmic acid preparation.....	18
2.2.3 4% potassium pyroantimonate preparation.....	18
2.2.4 Primary and post fixation solution preparation.....	18
2.2.5 Incomplete and complete resins preparation.....	19
2.2.6 Toluidine blue staining solution preparation.....	19
2.2.7 Formvar film solution preparation.....	19
2.2.8 Uranyl acetate staining solution preparation.....	19

2.2.9 Negative and photograph processing solution preparation.....	20
<b>2.3 Methods.....</b>	<b>21</b>
2.3.1 Determination of anther developmental stages.....	21
2.3.2 Semi-thin section making and toluidine blue staining.....	21
2.3.2 Potassium antimonite technique to precipitate $\text{Ca}^{2+}$ .....	22
<b>Chapter 3 Results.....</b>	<b>23</b>
3.1 Microstructure of developing anther of <i>Allium cepa</i> L.....	23
3.2 Distribution of calcium in developing anther of <i>Allium cepa</i> L.....	25
<b>Chapter 4 Discussion.....</b>	<b>31</b>
4.1 Microstructure of developing anther of <i>Allium cepa</i> L.....	31
4.2 Distribution of calcium during pollen development.....	31
4.3 Distribution of calcium during anther wall development.....	34
<b>Reference.....</b>	<b>38</b>
<b>Figures and explanations.....</b>	<b>47</b>

## 摘 要

本实验采用焦锑酸盐沉淀技术定位钙离子,通过光学显微镜、透射电子显微镜的观察分析,对洋葱(*Allium cepa* L.)花药发育中钙离子的动态分布和超微结构特征进行了较为详尽的研究。结果如下:

(1) 利用半薄切片,对洋葱花药发育做了详细观察。在小孢子母细胞早期,花药已分化出花药壁组织,药室中的小孢子母细胞接触较紧密。到小孢子母细胞晚期,小孢子母细胞之间形成了明显空隙,并被一层很厚的胼胝质壁隔开。减数分裂后的四分体时期,绒毡层细胞体积开始增大。当小孢子从四分体中释放出来时,绒毡层细胞的体积达到最大,以后开始减小、退化。洋葱小孢子没有大液泡形成,但其细胞核仍迁移到边缘造成极性。小孢子分裂形成一个大的营养细胞和一个小的靠着细胞壁呈透镜状的生殖细胞。以后生殖细胞迁移到营养细胞中。开花时,成熟花粉由营养和生殖细胞组成。

(2) 利用焦锑酸盐沉淀技术和透射电镜技术对洋葱花药发育中钙离子的分布进行观察,结果显示:

早期的小孢子母细胞中几乎无钙沉淀颗粒。进入小孢子母细胞晚期,钙沉淀颗粒集中在胼胝质壁内,但细胞质和细胞核中的钙颗粒仍然很少。减数分裂后,四分体小孢子胼胝质壁中的钙离子分布依然很多,小孢子细胞质和细胞核的钙沉淀颗粒明显增加,花粉内壁开始积累原始物质并聚集细小钙颗粒。胼胝质壁降解后四分体分解,游离小孢子细胞质中的钙沉淀颗粒进一步增加,质体的表面也沉淀了一层钙沉淀颗粒。花粉内壁分布着很多细小钙沉淀颗粒,而外壁表面聚集的钙颗粒要大。花药发育到小孢子晚期后,小孢子细胞核的靠边行为完成,细胞质和细胞核内的钙水平下降,花粉内壁的钙离子减少,但外壁的覆盖层和柱状层内部则出现了钙沉淀颗粒。在小孢子不均等分裂形成二胞花粉后,营养细胞的细胞质和核内的钙沉淀颗粒再次明显增加,质体和小液泡的内部和膜表面都分布了许多钙沉淀颗粒;小液泡呈现不规则状态,暗示小液泡中的钙离子外排与小液泡分解消失有关。接近成熟时,花粉粒中的钙水平已明显下降,只在花粉外壁的内部和表面仍聚集有一些大的钙颗粒,而花粉内壁已无钙沉淀颗粒分布。根据以上结



果可看出钙离子在花粉发育中特异分布的时期是：小孢子母细胞时期胼胝质壁中出现钙沉淀，可能和胼胝质壁的形成有关；小孢子形成液泡和二胞花粉早期液泡解体时细胞质内的钙沉淀颗粒明显增加，可能和液泡的形成有关；在花粉壁部位一直有较多的钙沉淀颗粒聚集，可能和花粉壁的形成有关。

(3) 在花药壁组织的发育中：在小孢子母细胞早期的绒毡层内切向壁表面已积累一些大的钙沉淀颗粒，而在药室内壁的细胞质和大液泡内聚集着簇状钙。在小孢子母细胞晚期的药室内壁细胞中，钙沉淀颗粒主要分布在大液泡中。在四分体时期，中层细胞的细胞质和大液泡内的钙沉淀颗粒开始增加，绒毡层内切向壁上的钙沉淀颗粒消失，而外切向壁和径向壁上出现了较多的钙沉淀颗粒，绒毡层细胞内出现液泡，其中有较多的钙沉淀颗粒。进入小孢子早期的绒毡层细胞产生大量脂滴和乌氏体，其表面有一些絮状钙分布，提示此时钙离子向药室中转运。进入小孢子晚期的中层和绒毡层都表现出退化的特征。中层钙水平下降，细胞质浓度降低；绒毡层再次皱缩，内切向壁上又重现少量钙颗粒。药室内壁细胞中产生很多小液泡。二胞花粉时期的绒毡层细胞继续呈现退化的态势，中层高度液泡化。花粉粒接近成熟时，中层和绒毡层完全解体；药室内壁细胞中的小液泡融合成大液泡，其中的钙沉淀颗粒很少。根据以上结果推测：在小孢子母细胞早期，花药壁的体细胞组织就开始聚集钙离子。在小孢子母细胞晚期，药壁组织中的钙离子开始向药室中源源不断的输送，调节花粉的发育。此外钙离子也可能与绒毡层细胞程序性死亡的启动有关，通过线粒体聚集钙离子使其空泡化，形成小液泡，进一步引起绒毡层细胞的退化。

**关键词：**洋葱 花药 发育 钙

## Abstract

The distribution of calcium and microstructural characteristic in developing anthers of *Allium cepa* L. was studied by potassium antimonite technique and transmission electron microscope (TEM). The results are as follows:

(1) From the observation of transmission electron, the anther development of *Allium cepa* L. were observed in detail. In the early microspore mother cell stage, the anther wall is differentiated and microspore mother cells contact each other closely. In the late microspore mother cell stage, the intercellular spaces among the cells are formed, and a thick callose wall forms and wraps the microspore mother cells. After microspore mother cell meiosis, the size of tapetal cells increases. When the microspores are released from tetrad, tapetal cell size reaches maximum and then begins to degenerate. The microspore of *Allium cepa* L. does not form a large vacuole but its nucleus still moves to the edge of the cell to form polarity. After microspore unequal division, it forms a large vegetative cell and a small, wallward and lentoid generative cell. With pollen development, generative cell moves to the centre of the vegetative cell. At anthesis, mature pollen just consists of vegetative and generative cells.

(2) From the observation of distribution of calcium in the developing anthers, almost no calcium precipitates can be seen in the early microspore mother cells. Then some tiny precipitates appeared in the late microspore mother cells and the callose wall. At the tetrad stage, many calcium precipitates were in the callose wall, cytoplasm and nucleus. At the same time many tiny calcium precipitates concentrated in the intine of the microspore wall. Microspore released from tetrad and its calcium level continued to rise and many precipitates also appeared on the surface of plastids. Besides in the intine, the surface of the extine was covered by precipitates. In the late microspore stage, the calcium level in the cytoplasm and nucleus decreased for a moment, and precipitates in intine began to decrease. However, many big calcium precipitates were distributed inside the tectum and baculum of extine. After microspore unequal division,

the calcium level in the bicellular pollen got to a summit, many calcium precipitates distributed inside and on the surface of the plastids and vacuoles. The irregularity of shape of small vacuoles implies that the disappearance of vacuoles is related to the efflux of calcium. At anthesis, the calcium precipitates in the mature pollens reduced obviously and disappeared in intine, but still lots of big precipitates in extine. From the calcium distribution, it could be speculated that calcium might play several roles in pollen development, for example, participating in the formation and disintegration of callose wall, the pollen wall construction, and the formation of cell polarity.

(3) In the early mother cell stage there were already many calcium precipitates on the inner tangential wall of tapetum and in the cytoplasm and big vacuole of endothecium. After that the calcium of endothecium were mainly reserved in the big vacuole. From microspore mother cell to tetrad microspore stage, the calcium level in the cytoplasm and vacuole of middle layer began to increase. The precipitates on the inner tangential wall of tapetum moved into anther locule and some precipitates appeared on the radial wall and outer tangential wall. Plus, in the vacuoles of tapetum there always located many calcium. After microspore released from tetrad, the tapetum from the surface of which the big precipitates had disappeared, generated a great amount of liposomes and Ubisch body. When the nucleus still moved to the edge of the microspore, the tapetum and middle layer both showed degeneration characteristics. The calcium level in the middle layer cell decreased; the volume of tapetal cells shrank again, but a few calcium precipitates also appeared on the inner tangential wall of tapetum again. Many small vacuoles can be observed in the endothecium cell. During the bicellular pollen stage, the anther wall continued to degenerate. The middle layer was vacuolated. At anthesis, tapetum and middle layer disintegrated completely and few calcium distributed in the big vacuole of endothecium. It can be speculated that at the early microspore mother cell stage, calcium precipitates begin to appear in the anther wall. After that, calcium in the anther wall will be transferred to anther locule to regulate the development of male gametophyte. The calcium perhaps has an effect on the startup of PCD. Moreover, the formation of small vacuoles can come from the vacuolization of mitochondria, that is result of programmed cell death (PCD).

**Key words:** *Allium cepa* L.; anther; development; calcium

厦门大学博硕士论文摘要库

## 第一章 前言

被子植物花药发育是植物有性生殖研究的重要组成部分。其中的减数分裂过程，花粉壁的形成，小孢子的细胞极性形成和小孢子的不均等分裂、液泡的形成机理、绒毡层细胞程序性死亡等环节，其调节机制还是空白。在有花植物有性生殖过程中，钙离子在结构组成、信号传导、生理调控等方面发挥着重要作用，钙离子含量的改变往往预示着植物生殖过程中重要事件的发生。有关钙离子在花药发育乃至有性生殖过程中的作用机理的研究，已逐渐成为探讨被子植物生殖发育机理的突破口。

### 1.1 被子植物花药的发育过程

被子植物的雄性生殖器官是雄蕊，雄蕊包括花药和花丝两部分。一般被子植物的花药呈蝶型，有 4 个药室或花粉囊，药室由花粉壁包围，内部含有大量花粉。花器官发生过程中，顶端分生组织会分化生成花药原始体，在花药原始体的 4 个角隅处的表皮下形成孢原细胞。孢原细胞进行平周分裂，形成两层细胞。外层为初生壁细胞，此层细胞进行数次平周分裂形成 3 层或更多层细胞，连同其外的表皮共同形成花药壁；内层是造孢细胞，以后发育成花粉母细胞，并进一步发育成花粉。花药原始体中部的细胞将发育成药隔和维管束<sup>[1,2]</sup>，即左右两侧花粉囊之间的薄壁组织。

#### 1.1.1 小孢子的产生

造孢细胞呈多角形，多数植物的造孢细胞进行几次有丝分裂后发育形成小孢子母细胞。小孢子母细胞的形态与周围的药壁细胞显著不同，细胞体积大，核大，细胞质浓厚，细胞器丰富，小孢子母细胞的壁由薄的纤维素壁逐步发育成厚的胼胝质壁<sup>[3]</sup>。小孢子母细胞经减数分裂产生四个单倍体细胞，即四分体小孢子。有些植物的小孢子从此保留在四分体中，直至花粉成熟、萌发都是以四分体为单位，成为复合花粉<sup>[3-6]</sup>，如兰科、夹竹桃科、杜鹃科等。而更多的植物中四分体分散

成四个游离的幼小花粉，以后没管花粉发育为一个雄配子体。减数分裂时期是有性生殖的重要环节，小孢子母细胞减数分裂过程中发生细胞器的脱分化与再分化的周期性变化及细胞质核糖体的消长。这一过程的意义，被认为是消除孢子体在细胞质中的遗传信息，重建配子体发育所需的另一套信息，从而转向孢子发育<sup>[5,6]</sup>。小孢子四分体时期通常较为短暂，胼胝质壁溶解后，四个小孢子即分散，被释放到药室中。

小孢子母细胞的减数分裂过程有连续型和同时型两种方式。连续型存在于大多数单子叶植物中，是指减数分裂的第一次分裂后即形成细胞壁，将细胞分隔成两个细胞的二分体。二分体再次分裂形成四个相互分隔的小孢子。同时型常出现在双子叶植物中，指两次分裂过程中没有壁的形成，分裂完成后才在四个核之间产生壁，分隔成四个细胞。对多种植物小孢子母细胞减数分裂期间微管系统的动态研究后发现，与体细胞分裂不同的是，小孢子母细胞减数分裂时胞质分裂的分裂面和细胞板的位置是由核被膜发散的放射的微管系统所决定的，而不形成早前期微管带<sup>[5]</sup>。

减数分裂前，在一个花粉囊中的造孢细胞间存在胞间连丝。但是由造孢细胞发育到小孢子母细胞时，在其壁上逐渐沉积胼胝质，使细胞之间的胞间连丝中断<sup>[5]</sup>。胼胝质是一种功能复杂的细胞壁多糖（ $\beta$ -1, 3-葡聚糖），在高等植物的细胞壁物质中占据一个特殊的地位<sup>[6]</sup>。胼胝质通常形成的速度快，降解的速度也快<sup>[7]</sup>。经典的“分子筛”观点认为胼胝质壁起到机械隔离和化学屏障的作用，其可降低细胞壁的通透性，将小孢子母细胞与来自体细胞组织中的分子和化学信号隔离开来。胼胝质壁的异常会引起小孢子的败育。研究发现胞质雄性不育的基因引起的胼胝质酶活性提高使胼胝质的提前溶解，影响了花粉母细胞次生壁的形成<sup>[8]</sup>；在对杉木小孢子囊败育的研究中也发现薄而不均的胼胝质壁会导致小孢子母细胞的生理生化紊乱<sup>[9]</sup>。也有实验说明其与细胞分化联系紧密，认为胼胝质壁是生殖细胞改变分化方向的一个必要前提<sup>[10]</sup>。胼胝质壁的其他作用还包括为花粉外壁形成提供原始模板，并提供所需糖类，保证花粉的正常发育等<sup>[6]</sup>。关于胼胝质的功能和形成方式目前还不完全清楚，在不同的植物、组织、细胞或发育过程中也可能有一定的差异<sup>[11,12]</sup>，关于其形成和功能的信使分子和信号途径都值得深入探讨。多数植物的四分体小孢子因为胼胝质壁的化学屏障作用相互隔开，之间并无



联系，但也有研究发现兰科植物四分体小孢子之间存在胞质通道。

### 1.1.2 花粉的发育

小孢子是雄配子体的第一个细胞。刚从四分体中释放出的小孢子体积小，无明显的液泡，细胞核位于中央。在大多数植物中，小孢子体积增大的同时，细胞质发生液泡化，逐渐形成一个中央大液泡，使小孢子具有极性，核由中央迁移到细胞核相对的一侧。小孢子长大后进行一次不等的有丝分裂，形成二胞花粉。由于小孢子的分裂为高度不均等性，形成的两个细胞大小悬殊。大的细胞继承了小孢子的大部分细胞质和细胞器，称为营养细胞。小的细胞呈凸透镜状或半球形，贴在花粉壁上，在多数植物中只含少量细胞器，为生殖细胞。在烟草、白菜、郁金香等植物中发现，用低浓度的秋水仙碱破坏微管，可直接阻止小孢子的不对称分裂。这说明微管在这一过程中的重要作用<sup>[5]</sup>。

生殖细胞的发育首先表现在迁移活动和形状的变化。生殖细胞向营养细胞质中延伸，渐渐脱离花粉壁，进入到营养细胞中，这是被子植物独有的细胞现象。在这一过程中，细胞的形状也发生了变化，由凸透镜变化至半球形；游离到营养细胞中后，变为纺锤形。这种变形运动造成向心的拉力，有助于脱离花粉壁。另一方面是生殖细胞壁逐渐消失，生殖细胞成为裸细胞，浸没于营养细胞质中。生殖细胞具体脱离花粉壁及形状变化的机制还不清楚，推测在后者中微管起重要作用<sup>[4]</sup>。营养细胞在形成之后的发育中进行活跃的物质代谢活动。营养细胞接受了来自小孢子的大量细胞质和细胞器，随着大液泡的消失和细胞质的增加，各种细胞器的数量均有所增加，包括核糖体、线粒体、高尔基体和内质网。随着发育的进行，营养细胞逐渐积累营养物质，供花粉萌发和以后花粉管生长需要。成熟花粉粒中富含淀粉、脂类储存物等<sup>[5]</sup>。

成熟花粉粒可分为二胞型花粉粒和三胞型花粉粒。二胞花粉由一个营养细胞和一个生殖细胞构成，生殖细胞在萌发的花粉管中形成两个精细胞，如蓝猪耳<sup>[14]</sup>、烟草<sup>[15]</sup>、洋葱<sup>[13,16]</sup>、韭菜<sup>[17]</sup>等植物的花粉。有 30% 的被子植物花粉在萌发前生殖细胞就已分裂，形成两个精细胞，成熟的花粉由一个营养细胞和两个精细胞构成，形成三胞型花粉，如太子参<sup>[18]</sup>、白菜<sup>[19]</sup>、小麦<sup>[20]</sup>等的花粉。同一种植物也会存在两种类型的花粉，如堇菜属、捕蝇草属中某些植物<sup>[3,5]</sup>。

Russel 和 Cass 最早发现了白花丹的成熟花粉粒中两个精细胞联结在一起，

以胞间连丝相沟通，共同包围在营养细胞质中<sup>[21]</sup>。接着在菠菜、甘蓝和油菜中也发现了存在类似的联合体<sup>[5]</sup>。在此结构研究基础上，Dumas 等（1984）提出了雄性生殖单位概念，即精细胞与营养核之间和一对精细胞之间存在物理上的联结与结构上的连接，构成的一个结构单位<sup>[22]</sup>。这表明所有遗传物质是包容在一起作为一个功能单位的，两个精细胞和营养核在生殖过程中在功能上是作为一个统一的传送单位，使精细胞有序的到达它们的雌性靶细胞<sup>[23,24]</sup>。在其后的几年间，有二十几种植物用不同的研究方法证明存在雄性生殖单位的结构<sup>[23,24,25]</sup>。

利用三维重构和定量细胞化学分析技术，研究白甘蓝<sup>[26]</sup>、菠菜<sup>[27]</sup>、花丹<sup>[28]</sup>、油菜<sup>[29]</sup>等植物中发现，一对精细胞之间在形状、大小与细胞器数量上有所不同，较大的精细胞与营养核联结，质体极少，称 Svn 或称精子 I；而小的不与营养核联结的精细胞质体丰富，线粒体较少<sup>[26]</sup>，称 Sua 或称精子 II。这种来自于同一生殖细胞的一对姐妹精细胞之间的差异称为精子二型性或异型性。例如玉米精细胞的异型性，表现在形状和体积上的差异<sup>[28]</sup>。但也有实验支持两精细胞的同型性，例如大麦成熟花粉粒中精细胞之间及于营养核之间不紧密联结，一对精细胞的体积、表面积及每个细胞中的线粒体数差异很少<sup>[30]</sup>。因此这种异型性在被子植物中是否是普遍的特征尚不清楚。另外，烟草在传粉 8h 时，刚形成的两精细胞是同型的<sup>[31]</sup>；传粉后 34h，两精细胞体积存在明显差异<sup>[14]</sup>。这说明两个精细胞的分化在发育到一定阶段后才显现出来。

### 1.1.3 花粉壁的发育

花粉壁包含由孢粉素构成的花粉外壁和由果胶质、纤维素构成的花粉内壁。外壁又可分为外壁外层和外壁内层。外壁外层主要由柱状层和覆盖层构成。构成外壁的主要成分是孢粉素，是聚合的酚类物质和长链脂肪酸的衍生物<sup>[32]</sup>。它是一种难于分解的物质，具有耐热、抗氧化、抗强酸碱、抗生物分解的特性，不溶于有机酸、无机酸、无机盐和脂溶剂等<sup>[33]</sup>。花粉外壁表面缝隙中还覆盖着一层较厚的含油层，主要是由脂肪酸和长链脂肪酸衍生物以及各种蛋白质组成。花粉表面还沉积着一层由糖类、脂类、蛋白质和小分子物质组成的花粉鞘物质<sup>[34]</sup>，由绒毡层分泌而来。

花粉外壁的形成起始于花粉发育的四分体时期，已经出现少量孢粉素前体物质沉积在小孢子表面，为以后小孢子壁的发育提供一种沉积模式。小孢子发育早



Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库